

## 评述与展望

### Review and Progress

## 黑麦的起源与系统发育

张洁<sup>1,2</sup> 黎建辉<sup>1,2\*</sup> 刘楚楚<sup>1,2</sup> 蔡仁祥<sup>1,2\*</sup>

1 浙江农林大学暨阳学院生命科学研究所, 诸暨, 311800; 2 诸暨市翠溪生物技术研究院, 诸暨, 311800

\* 共同通信作者, Garen@cuixi.org, cairenxiang@cuixi.org

**摘要** 黑麦是禾本科黑麦属的一种禾谷类作物, 拉丁学名为 *Secale cereale* L., 是欧洲人民日常的主食面包的主要原料, 特别是在中世纪时期。但是关于黑麦的起源及系统发育一直缺少有力的证据, 最近德国 Bielefeld University, 利用单序列重复(SSRs)和核表达序列标记(EST)区域的序列多样性对来自 45 个不同国家的 139 种不同栽培品种、地方品种、杂草型黑麦和野生型黑麦种群共 726 个样品进行分析。研究结果发现与世界其它地方栽培黑麦种群相比, 中东地区的栽培黑麦种群具有最高的遗传多样性, 表明亚洲西南部的中东地区为黑麦的起源中心。基于 SSR 位点的分布进行 STRUCTURE 分析可将 *Secale* 物种分成 3 个不同聚类; 基于 UPGMA 树形图分析发现 *S. strictum* 为黑麦属(*Secale*)其它物种的祖先。很显然, 黑麦的起源与系统发育取得了阶段性的成果。

**关键词** 黑麦, 黑麦属, 起源, 系统发育

## Origin and Phylogeny of Rye

Jie Zhang<sup>1,2</sup> Jianhui Li<sup>1,2\*</sup> Chuchu Liu<sup>1,2</sup> Renxiang Cai<sup>1,2\*</sup>

1 Institute of Life Science, Jiyang College of Zhejiang A&F University, Zhuji, 311800; 2 Cuixi Academy of Biotechnology, Zhuji, 311800

\* Co-corresponding authors, Garen@cuixi.org, cairenxiang@cuixi.org

DOI: 10.5376/mpb.cn.2020.18.0003

**Abstract** Rye is a cereal crop belonging to Genus *Secale* of the family of Gramineae with the Latin name as *Secale cereale* L., which is a staple ingredient in bread for European people, especially in the middle ages. But there is no strong evidence for the origin and phylogeny of rye. Recently, Bielefeld University, Germany, analyzed 726 samples from 139 cultivars of different cultivars, local varieties, weedy rye and wild rye populations from 45 different countries using single sequence repeat (SSRs) and the sequence diversity of nuclear expression sequence marker (EST) regions. The results showed that compared with the cultivated rye populations in other parts of the world, the cultivated rye populations in the Middle East had the highest genetic diversity, indicating that the Middle East in southwest Asia was the origin center of rye. The *Secale* species could be divided into three different clusters based on the STRUCTURE analysis of SSR loci. Based on UPGMA tree analysis, *s. strictum* was found to be the ancestor of *Secale* species. It is obvious that the origin and phylogeny of rye have achieved stage results.

**Keywords** Rye, *Secale*, Origin, Phylogeny

黑麦(*Secale cereale* L.)是禾本科(Gramineae)小 瘠又耐寒, 被驯化后迅速传播到东欧和北欧, 到罗马  
麦族(Triticeae Dumort)黑麦属(*Secale*)成员, 因其耐贫 帝国的时代, 黑麦在欧洲很多不适宜种植小麦的地

本文首次发表在《分子与植物育种》上, 现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License, 协议对其进行授权, 再次发表与传播

收稿日期: 2020 年 4 月 17 日; 接受日期: 2020 年 4 月 21 日; 发表日期: 2020 年 4 月 21 日

引用格式: 张洁, 黎建辉, 刘楚楚, 蔡仁祥, 2020, 黑麦的起源与系统发育, 分子植物育种(网络版), 18(3): 1-6 (doi: 10.5376/mpb.cn.2020.18.0003) (Zhang J., Li J.H., Liu C.C., and Cai R.X., 2020, Origin and phylogeny of rye, Fengzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding (online)), 18(3): 1-6 (doi: 10.5376/mpb.cn.2020.18.0003))

方成了主要的粮食作物，等到了中世纪已经取代了大麦成为欧洲的第二大谷物，大多被用来做成日常的主食——面包。当前黑麦主要分布于东欧、中欧和北欧，主要黑麦种植带从德国北部经波兰、乌克兰、白俄罗斯、立陶宛和拉脱维亚进入俄罗斯中部和北部。而世界其他地方如北美(加拿大和美国)、南美(阿根廷、巴西和智利)、大洋洲(澳大利亚和新西兰)、土耳其、哈萨克斯坦和中国北方均有零散分布。

黑麦属(*Secale*)与大麦属(*Hordeum*)和小麦属(*Triticum*)有着紧密的联系。黑麦属是一个小型但具有重要经济价值的属，包括栽培品种如黑麦(*Secale cereale*)，以及杂草黑麦和野生黑麦品种，有一年生、多年生、自交不亲和或自交、栽培、杂草和野生分类群(Vences et al., 1987)。常见的黑麦属物种有一年生的 *Secale cereale* (*S. cereal*)、*Secale vavilovii* (*S. vavilovii*)，和 *Secale sylvestre* (*S. sylvestre*)，多年生的 *Secale strictum* (*S. strictum*)。 *S. cereal* 包括栽培黑麦和其他杂草黑麦品种，作为一种谷物和饲料作物，是黑麦属中最著名的品种。 *S. strictum* 是一个包括明显地理隔离的群体，*S. vavilovii* 则是黑麦属最与众不同的一种，因为它较早地从该属的其他物种中分离出来。

## 1 起源

黑麦是土耳其中部和东部以及邻近地区野生生长的物种之一，驯化黑麦最早可能出现在土耳其(小亚细亚)的一些新石器时代遗址中，如新石器时代的 B Can Hasan III，靠近恰塔霍裕克，但是考古记录中却未发现，直到中欧的青铜时代，约公元前 1 800~1 500 年(Zohary et al., 2012)。中世纪以来，人们在中欧和东欧广泛种植黑麦，在法德边界以东和匈牙利北部的大部分地区，它是主要的面包谷类。

栽培黑麦的确切地理中心尚不清楚，但亚洲西南部最有可能成为原产地(Sencer and Hawke; Zohary and Hopf, 2000)。尽管在莱茵河、多瑙河、爱尔兰和英国就发现了古罗马时期种植这种谷物的考古证据(Gyulai et al., 2014)。

Vavilov (1926)提出，种间和种内水平的作物物种的遗传多样性分布不均匀，在起源中心的作物遗传多样性较高。基于这一假设，最新的研究发现，与世界其它地方栽培黑麦种群相比，来自亚洲西南部中东地区的地方栽培黑麦种群具有最高的遗传多样性，进一步支持该地区是栽培黑麦的起源中心(Maraci et al., 2018)。这与所有 *Secale* 分类群起源于中东或中西亚 (Sencer and Hawkes, 1980; Zohary and

Hopf, 2000) 的想法一致，该分类也涵盖了被称为“新月沃地”的地理区域，这是许多作物物种如小麦、大麦、豆类、豌豆和亚麻的起源中心 (Zohary and Hopf, 2000)。

## 2 系统发育与遗传结构

虽然自 20 世纪以来全世界的栽培黑麦产量有所下降，但它一直是北欧和中欧的重要作物，尤其是不适合种植其他谷物较冷的地区(Grabowski, 2011)。黑麦因具有异花授粉的生殖系统，其种内多样性水平比自花授粉的谷类作物要高(Schlegel, 2006)。虽然栽培品种中的谷类黑麦，由于强烈的选择压力，已经遇到广泛的遗传瓶颈(Targońska et al., 2016)。但是与其它谷类作物一样，地方品种 (Matos et al., 2001; Gailite et al., 2013)和野生及杂草型品种(Burger et al., 2006; Jenabi et al., 2011)保持了相当比例的遗传多样性，此外，这些种群可能包含某些潜在的有用特征，如对疾病的抵抗力，对生物和非生物胁迫的适应性(Schlegel, 2013; Santos et al., 2017)。

考虑到野生型和杂草型黑麦可能与栽培黑麦杂交(Broda et al., 2016)，这些分类群，可作为小麦、小黑麦等作物新的生态位和未来育种计划的遗传资源库。因此，了解黑麦属的遗传结构和属内遗传多样性的分布是非常重要的。

以往的研究发现黑麦一年生物种形态之间没有明显的分类学结构差异 (Frederiksen and Petersen, 1997; Hagenblad et al., 2016)，同样也缺乏分子水平上的差异 (Hammer, 1990; Bustos and Jouve 2002; Shang et al., 2006; Ren et al., 2011)。一年生黑麦野生型、杂草型与栽培亚种 *S. cereale* subsp *cereale* 之间的遗传相似性支持黑麦的起源相对较晚的假设，仅仅可追溯到几个世纪前(Vavilov, 1917)。栽培黑麦、野生型和杂草型之间可能没有足够的时间进化出隔离机制或屏障，但是一年生类群之间缺乏结构差异可以用同一地区的栽培黑麦、野生型和杂草型之间的基因渗透来解释。因此，亚种之间的形态差异不能用遗传分化来解释，这表明在亚种水平上不存在分类学边界。除了 *S. sylvestre* 以及人工杂交获得的具有高花粉和种子数量的杂种之外，不同类群之间的杂交在 *Secale* 属中非常常见 (Khush and Stebbins, 1961; Khush, 1962; 1963a; 1963b)。

最新的研究发现，一年生黑麦不同类群之间的分类是基于地理来源，而不是分类学标识。Maraci 等 (2018)共调查了来自 45 个不同国家的 139 种不同栽

培品种、地方品种、杂草型黑麦和野生型黑麦种群共 726 个样品,利用单序列重复(SSRs)和核表达序列标记(EST)区域的序列多样性分析,对野生型黑麦、杂草型黑麦、地方品种黑麦和栽培黑麦品种进行了研究。与其他作物如高粱(Cuevas and Prom, 2013)和玉米(Liu et al., 2003)相比,全球范围内的 *Secale* 遗传多样性相对较高,这可能是由于 *Secale* 中许多物种的异交性及其风媒传粉繁殖所致;*Secale* 相对遗传多样性随着种植状况的变化而变化:在野生种质中观察到最高的多样性,其次是杂草品种和地方品种,而在栽培品种中最低(Maraci et al., 2018)。此外,野生和地方种群具有在栽培基因库中未检测到的私有等位基因,表明这些形式提供了更丰富的等位基因来源,并且具有很高的作物改良潜力(Maraci et al., 2018)。

研究人员通过对 721 份材料中 98 个等位基因在 7 个 SSR 位点的分布进行 STRUCTURE 分析,发现 *Secale* 存在三个不同的聚类(图 1),表明存在三个不同的基因库:(1)25 个多年生 *S. strictum subsp. strictum* 和 1 个 *S. strictum subsp. Anatolicum*, 其中 20 个样品来自伊朗,其余样品来自中东其他地区(图 2A);(2)总共包括 222 个一年生 *S. cereale* 样本,其中有 202 个 *S. cereale subsp. Cereale*, 13 个 *S. cereale subsp. Segetale*, 6 个 *S. cereale subsp. ancestrale*, 1 个 *S. cereale subsp. afghanicum*, 这些样本大部分 (71.17%)来源于亚洲(中东和中南亚)的一年生类群(图 2B);(3)由 66 个一年生 *S. cereale subsp. cereale* 和 3 个一年生 *S. vavilovi* 样本组成,其中大部分 (86.4%)来自亚洲和中东(图 2C) (Maraci et al., 2018)。多年生 *S. strictum* 与一年生形态的明显分离已有文献 (Bustos and Jouve, 2002; Chikmawati et al., 2005; Hagenblad et al., 2016),这可能是由于生活史特征(如繁殖时间等)的差异,一年生和多年生类群间的基因流动受限所致。此外,Hagenblad 等(2016)也表明,一年生类群之间存在明显的地理聚类现象,可能是由于地理隔离导致基因流动的限制。

研究人员进一步利用 *S. cereale* 亚种、*S. strictum* 亚种、*S. vavilovii* 和 *S. sylvestre* 构建 UPGMA 树形图,发现 *S. sylvestre* 与其余黑麦属物种的明显分离,*S. cereale subsp. afghanicum* 与 *S. cereale* 和 *S. strictum* 的亚种分离,*S. cereale subsp. Ancestrale* 和 *S. strictum subsp. kuprijanovii* 同样也在树形图相对基础位置与其他剩余亚种分开(图 3A)。*S. cereale subsp. cereale*, *S. cereale subsp. segetale*, *S. vavilovii*, *S. strictum subsp. anatolicum* 和 *S. strictum subsp. strictum* 则

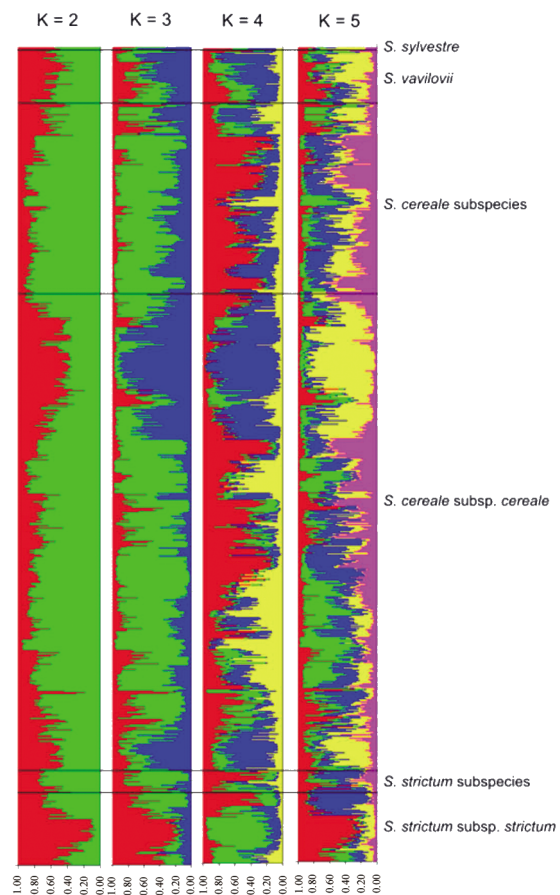


图 1 K=2 到 K=5 时的 STRUCTURE 结果(摘自(Maraci et al., 2018))

Figure 1 STRUCTURE results at K = 2 to K = 5 (Adopted from Maraci et al., 2018)

构成一个群体,*S. cereale subsp. cereale* 和 *S. cereale subsp. segetale* 与 *S. vavilovii* 的亲缘关系较近,而不是同种个体 *S. cereale subsp. afghanicum* 和 *S. cereale subsp. ancestrale* (图 3A) (Maraci et al., 2018)。

正如 STRUCTURE 分析表明, *S. strictum subsp. strictu* 样本与其它样本存在明显的分离,且大部分样本来自伊朗地区。因此将来自伊朗的 *S. strictum subsp. strictu* 样本单独分组(*S. strictum subsp. strictum* clade 1), 来自伊朗以外地区的 *S. strictum subsp. strictu* 样本同样单独分组 (*S. strictum subsp. strictum* clade 2), 重新构建 UPGMA 树形图。结果发现除了 *S. strictum subsp. strictum* clade 2 存在明显的分歧,两个树形图都反映了几乎相同的拓扑结构(图 3A, 图 3B) (Maraci et al., 2018)。

### 3 栽培黑麦祖先

早先关于栽培黑麦祖先的研究存在较大的争议,Vavilov (1926)、Zohary 和 Hopf (2000)认为 *S. vav-*

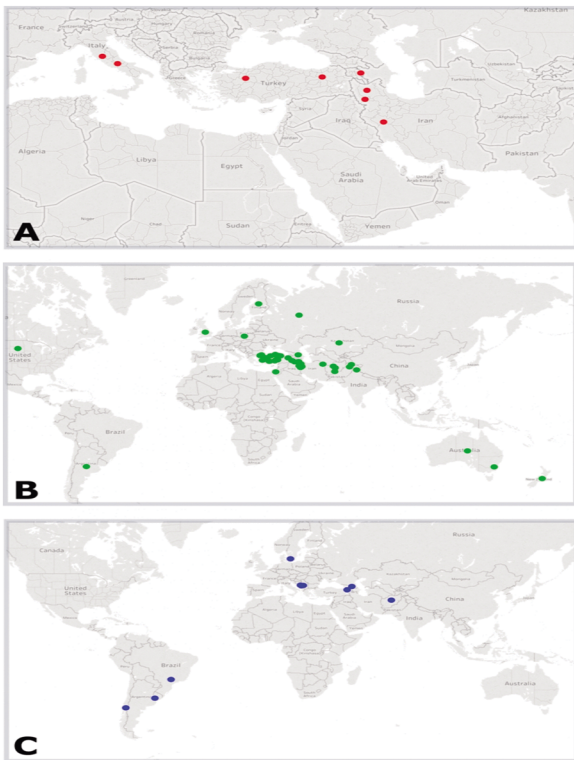


图2 不同聚类的样本分布(摘自(Maraci et al., 2018))

注: (A): 样本在第1组的分布情况; (B): 样本在第2组的分布情况; (C): 样本在第3组的分布情况; 用 Tableau Public Software 制作

Figure 2 sample distribution of different clusters (Adopted from Maraci et al., 2018)

Note: (A): Distribution of samples in cluster 1; (B): Distribution of samples in cluster 2; (C): Distribution of samples in cluster 3; This figure produced using Tableau Public Software

*ilovii* 是栽培黑麦的祖先, Zhukovsky (1933)则认为 *S. ancestrale* 是栽培黑麦的祖先, *S. strictum* 也被认为是栽培黑麦的祖先(Khush et al., 1961)。最近分子研究发现 *S. sylvestre*, *S. strictum* 和 *S. vavilovii* 为黑麦属的三种物种代表 (Shang et al., 2006; Ren et al., 2011; Hagenblad et al., 2016)。

关于多年生 *S. strictum* 有一个普遍的共识, 分子研究表明其为栽培黑麦的祖先 (Ren et al., 2011; Hagenblad et al., 2016)。前人的研究已经证明 *S. strictum* subsp. *strictum* 与其亚种之间存在显著差异 (Hammer, 1990; Cuadrado and Jouve, 2002; Shang et al., 2006; Ren et al., 2011), 表明其进化已经独立于其他 *S. strictum* 亚种(Achrem et al., 2014)。

Maraci 等(2018)研究发现来自伊朗西北部和西部的 *S. strictum* subsp. *Strictum* 与其他地区的 *S. strictum* 种质不同, 而在 UPGMA 树状图中(图 3), 与其它 *S. strictum* subsp. *Strictum* 相比较, 观察到这一

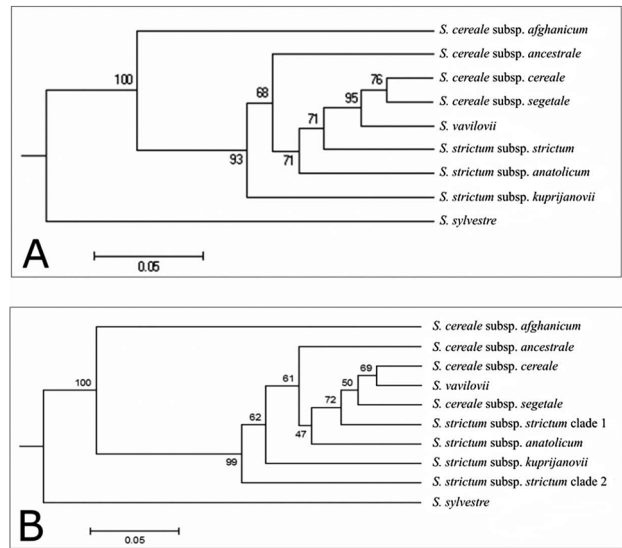


图3 UPGMA 树形图显示了基于成对 DA 的 *Secale* 物种系统发育关系(摘自(Maraci et al., 2018))

注: (A): UPGMA 树形图 I; (B): UPGMA 树形图 II

Figure 3 UPGMA dendrograms showing the phylogenetic relationship of *Secale* species based on pairwise DA (Adopted from Maraci et al., 2018)

Note: (A): UPGMA dendrogram I; (B): UPGMA dendrogram II

组的祖先位置, 同样, 树状图也显示来自伊朗进化枝以外的 *S. strictum* subsp. *Strictum* 种质在遗传学上更接近于 *S. cereale*。这与栽培黑麦从 *S. strictum* 进化而来的假设是一致的 (Vavilov, 1917; Vavilov, 1926; Khush et al., 1961)。此外, 在基于微卫星数据构建的树状图中(图 3B), 发现与来自伊朗地区的 *S. strictum* subsp. *Kuprijanovii* 和 *S. strictum* subsp. *Strictum* 种质相比, 来自伊朗以外地区的 *S. strictum* subsp. *anatolicum* 和 *S. strictum* subsp. *Strictum* 种质接近 *S. cereale* 亚种, 这表明来自伊朗以外地区的 *S. cereale* 亚种和 *S. strictum* 亚种之间存在基因流动 (Maraci et al., 2018)。

来自伊朗的 *S. strictum* subsp. *strictum* 样本是其他 *S. strictum* 亚种和除了 *S. cereale* subsp. *afghanicum* 和 *S. sylvestre* 所有一年生类群的基础进化枝 (Maraci et al., 2018)。这一发现也与之前的研究一致, 表明 *S. strictum* 是 *Secale* 中最古老的物种, 是其他类群的祖先 (Khush and Stebbins, 1961; Khush et al., 1962; Zohary, 1971; Jones and Flavell, 1982; Vences et al., 1987; Maraci et al., 2018)。这一发现再次支持了即土耳其东北部和邻近地区包括亚美尼亚和伊朗西北部可能是 *Secale* 的起源中心 (Sencer and Hawkes, 1980; Zohary and Hopf, 2000)。

## 作者贡献

张洁负责文献收集、初稿写作,黎建辉负责论文构思、稿件修改和最终定稿;刘楚楚负责稿件的英文翻译及修改和校对;蔡仁祥进行论文修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

## 致谢

本研究由诸暨市翠溪生物技术研究院《翠溪创新研发项目基金》资助。海南省热带农业资源研究所方宣钧博士对论文收稿进行了深入细致的审读和有益的建议,作者在此深表感谢。

## 参考文献

- Vences F.J., Vaquero F., Garcia P., and De Vega M.P., 1987, Further studies on phylogenetic relationships in *Secale*: On the origin of its species, *Plant Breed*, 98(4): 281-291
- Sencer H.A., and Hawkes J.G., 1980, On the origin of cultivated rye, *Biol J Linn Soc.*, 13(4): 299-313
- Zohary D., and Hopf M., 2000, *Domestication of Plants in the Old World*, third ed Univ Press Oxford, 531(12): 206
- Zohary D., Hopf M., and Weiss E., 2012, *Domestication of Plants in the Old World: The Origin and Spread of Domesticated Plants in Southwest Asia, Europe, and the Mediterranean Basin*. Oxford: Oxford University Press
- Gyulai F., 2014, Archaeobotanical overview of rye (*Secale cereale* L.) in the Carpathian-basin I. from the beginning until the Roman age, *Journal of Agricultural and Environmental Science*, 1 (2): 25 - 35
- Vavilov N.I., 1926, Studies on the origin of cultivated plants, *Bull Appl Bot.*, 1±248
- Maraci Ö., Özkan H., and Bilgin R., 2018, Phylogeny and genetic structure in the genus *Secale*, *PloS one*, 13(7): e0200825
- Grabowski R., 2011, Changes in cereal cultivation during the Iron Age in southern Sweden: A compilation and interpretation of the archaeobotanical material. Vol. 20, *Vegetation History and Archaeobotany*, pp. 479-494
- Schlegel R., 2006, Rye (*Secale cereale* L) a younger crop plant with bright future. In: Sing R. J., Jauhar P, editor. *Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement: Vol II Cereals*, Boca Raton: CRC Press., pp. 365-394
- Targońska M., Bolibok-Bragoszewska H., and Rakoczy-Trojanowska M., 2016, Assessment of genetic diversity in *Secale cereale* based on SSR Markers, *Plant Mol. Biol. Report*, 34(1): 37-51
- Matos M., Pinto-Carnide O., and Benito C., 2001, Phylogenetic relationships among Portuguese rye based on isozyme, RAPD and ISSR markers. *Hereditas*, 134(3): 229±36
- Gailite A., Gaile A., Gaile I., Voronova A., Veinberga I., Kokare A., and Rungis D.E., 2013, Genotypic assessment of the Latvian rye (*Secale cereale* L.) Collection, *Proc. Latv. Acad. Sci. Sect. B Nat. Exact. Appl. Sci.*, 67(3):264-267
- Burger J.C., Lee S., and Ellstrand N.C., 2006, Origin and genetic structure of feral rye in the western United States, *Mol. Ecol.*, 15(9): 2527-2539
- Jenabi T., Saeidi H., and Rahiminejad M.R., 2011, Biodiversity of *Secale strictum* in Iran measured using microsatellites, *Genet. Resour. Crop. Evol.*, 58(4): 497-505
- Schlegel R., 2013, *Rye ± Genetics, Breeding & Cultivation*. New York: CRC Press
- Santos E., Benito C., Silva-Navas J., Gallego F.J., Figueiras A.M., Pinto-Carnide O., and Matos M., 2017, Characterization, genetic diversity, phylogenetic relationships, and expression of the aluminum tolerance MATE1 gene in *Secale* species, *Biologia Plantarum*, 62(1): 109-120
- Broda Z., Tomkowiak A., Mikołajczyk S., Weigt D., Gołrski F., and Kurasiak-Popowska F., 2016, The genetic polymorphism between the wild species and cultivars of rye *Secale cereale* L., *Acta Agrobot*, 69(3)
- Hagenblad J., Oliveira H.R., Forsberg N.E.G., and Leino M.W., 2016, Geographical distribution of genetic diversity in *Secale* landrace and wild accessions, *BMC Plant Biol.*, 16(1): 23
- Frederiksen S.E., and Petersen G., 1997, Morphometrical analyses of *Secale* (Triticeae, Poaceae), *Nord J Bot.*, 17: 185±98
- Bustos A.D., and Jouve N., 2002, Phylogenetic relationships of the genus *Secale* based on the characterisation of rDNA ITS sequences. *Plant Syst Evol.*, 235: 147±54
- Hammer K., 1990, Breeding system and phylogenetic relationships in *Secale* L, *Biol Zent Bl.*, 109(1): 45±50
- Shang H.Y., Wei Y.M., Wang X.R., and Zheng Y.L., 2006, Genetic diversity and phylogenetic relationships in the rye genus *Secale* L. (rye) based on *Secale cereale* microsatellite markers, *Genet Mol Biol.*, 29(4): 685±91
- Ren T.H., Chen F., Zou Y.T., Jia Y.H., Zhang H.Q., Yan B.J., and Ren Z.L., 2011, Evolutionary trends of microsatellites during the speciation process and phylogenetic relationships within the genus *Secale*, *Genome*, 54(4):316-326
- Vavilov N.I., 1917, On the origin of cultivated rye, *Bull Appl Bot Genet Plant Breed*, 10: 561-590
- Khush G.S., 1963a, Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale*. IV. *Secale vavilovii* and its biosystematic status. *Zeitschrift für Pflanz Dichtung*, 50: 34-43
- Khush G.S., 1963b, Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale*: Cytogenetics of weedy ryes and origin of cultivated rye, *Econ Bot.*, 17: 60-71

- Khush G.S., 1962, Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale*. II. Interrelationships of the wild species, *Evolution* (N Y), 16(4): 484-496
- Khush G.S., and Stebbins G.L., 1961, Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale* L: Some new data on the ancestry of *S* cereal, *Am J Bot.*, 48: 723-730
- Cuevas H.E., and Prom L.K., 2013, Assessment of molecular diversity and population structure of the Ethiopian sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] germplasm collection maintained by the USDA±ARS National Plant Germplasm System using SSR markers, *Genet Resour Crop Evol.*, 60(6): 1817-1830
- Liu K., Goodman M., Muse S., Smith J.S., Buckler E., and Doebley J., 2003, Genetic structure and diversity among maize inbred lines as inferred from DNA microsatellites, *Genetics*, 165(4): 2117-2128
- Chikmawati T., Skovmand B., and Gustafson J.P., 2005, Phylogenetic relationships among *Secale* species revealed by amplified fragment length polymorphisms, *Genome*, 48 (5): 792-801
- Zhukovsky P.M., 1933, Roggen (La Turquie agricole), *Vsesoiuzn. Akad. Selsk. Khoz. Nauk. Lenina, Inst. Rasteniyevod, Moscow-Leningrad*
- Achrem M., Kalinka A., and Rogalska S.M., 2014, Assessment of genetic relationships among *Secale* taxa by using ISSR and IRAP markers and the chromosomal distribution of the AAC microsatellite sequence, *Turk J Botany.*, 38 (2): 213±25
- Zohary D., 1971, Origin of south-west Asiatic cereals: wheats, barley, oats and rye. In: Davis PH, editor. *Plant Lye of South-west Asia*, Edinburgh: The Botanical Society of Edinburgh, pp. 235-263
- Jones J.D.G., and Flavell R.B., 1982, The mapping of highly-repeated DNA families and their relationship to C-bands in chromosomes of *Secale* cereal, *Chromosoma*, 86 (5): 595-612